5 月 May
2020，63(5)：639－648

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

http：//www. insect. org. cn
doi：10.16380/j. kcxb. 2020.05.013

# 不同地区田间草地贪夜蛾卵巢的结构和发育

冯 波[1]，郭前爽[2]，毛必鹏[1]，钟 玲[3]，宋建辉[3]，肖明徽[3]，杜永均[2,*]

（1. 温州医科大学健康与环境生态研究所，浙江温州 325035；2. 浙江大学农药与环境毒理研究所，杭州 310058；
3. 江西省植保植检局，南昌 330000）

**摘要**：【目的】探明田间草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 卵巢的发育状态及其变化，为草地贪夜蛾种群的发生和迁飞动态提供精准监测依据。【方法】采用雌性生殖系统解剖法，比较不同日龄和地区的田间草地贪夜蛾雌蛾卵巢的形态差异，分析卵巢成熟状态与雌蛾交配的关系。【结果】草地贪夜蛾雌蛾生殖系统包含卵巢、输卵管、交配囊、导精管、受精囊、附腺和产卵器。根据形态特征可以将田间草地贪夜蛾卵细胞分为卵黄发生前期、卵黄期和成熟期 3 个时期。田间雌蛾 1 日龄卵巢中发育最快的卵仅处于卵黄期中期，卵巢管柄为空；3 日龄卵巢出现分化，一部分卵巢仍然和 1 日龄相似，另一部分卵巢中存在成熟卵；这种卵巢发育分化到羽化后 11 d 时仍然存在。云南江城、弥勒，广西田阳以及浙江瑞安和镇海等地的田间雌蛾，到死亡时分别有 61.5%，51.7%，41.7%，42.1% 和 35.5% 卵巢发育不成熟。室内饲养第 1 代雌蛾中，有 39.6% 的个体到死亡时卵巢未发育成熟，和田间雌蛾比例相似。交配雌蛾卵巢可以是发育成熟和未成熟的，但是未成熟卵巢的比例仅为 18.0% ±5.0%。【结论】结果提示同一代次的田间草地贪夜蛾可能同时存在迁飞和非迁飞个体，其比例随地理位置和季节发生变化。本研究的结果在一定程度上解释了单纯依据化学农药难以防治草地贪夜蛾的原因，也为田间草地贪夜蛾的迁飞监测和绿色防控提供了一定依据。

**关键词**：草地贪夜蛾；野外种群；卵巢；形态；发育；迁飞

**中图分类号**：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2020)05-0639-10

# Ovary structure and development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) from fields in different regions of China

FENG Bo[1], GUO Qian-Shuang[2], MAO Bi-Peng[1], ZHONG Ling[3], SONG Jian-Hui[3], XIAO Ming-Hui[3], DU Yong-Jun[2,*] (1. Institute of Health and Environmental Ecology, Wenzhou Medical University, Wenzhou, Zhejiang 325035, China; 2. Institute of Pesticide and Environmental Toxicology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 3. Jiangxi Province Station of Plant Protection and Quarantine, Nanchang 330000, China)

**Abstract**: 【Aim】This study aims to explore and understand the ovary developmental status of *Spodoptera frugiperda* and its variation in fields so as to provide accurate monitoring basis for the occurrence and migration dynamics of *S. frugiperda* populations. 【Methods】The morphological differences of female ovary of *S. frugiperda* at different ages (day-old) and from fields of different regions in China were compared by systematic dissection of female reproductive system. The relationship between ovarian maturation and mating of female moths was analyzed. 【Results】The reproductive system of female moth of *S. frugiperda* is composed of ovaries, oviducts, copulatory pouch, afferent duct, spermatheca, accessory glands and ovipositors. According to the morphological characteristics, eggs of field female moths can be divided into three stages: pre-vitellogenesis, vitellogenesis and maturation. The eggs in the

基金项目：国家自然科学基金项目(31871956，31700329)；浙江省重点研发计划(2018C02027)
作者简介：冯波，男，1982 年生，四川广安人，博士，副研究员，研究方向为化学生态学和昆虫分类学，E-mail：fb@wmu.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：yongjundu@zju.edu.cn
收稿日期 Received：2019-10-23；接受日期 Accepted：2020-01-07

ovaries of 1-day old female moths barely reach the middle stage of vitellogenesis with the ovarian stalk empty. The ovaries start to differentiate at the 3-day old female moth stage. Some ovaries in the 3-day old female moths are still similar to those in the 1-day old moths, but some ovaries have mature eggs. The differentiation of ovary lasts till the 11-day old female moth stage. Some female moths from fields of Jiangcheng County and Mile County of Yunnan Province, Tianyang County of Guangxi Province, and Rui'an County and Zhenhai County of Zhejiang Province had immature ovaries until death, which accounted for 61.5%, 51.7%, 41.7%, 42.1% and 35.5% of the total ovaries, respectively. A proportion of 39.6% of the first generation female moths reared indoors still had immature ovaries at the time of death, which was similar to that of the field female moths. The ovaries of mated female moths could be mature and immature, but the proportion of immature ovaries was only 18.0% ± 5.0%. 【Conclusion】The results suggest that field female moths of *S. frugiperda* have a mixture of migratory and non-migrating individuals in the same generation, and their proportions vary with the location and season. The results of this study explain to some extent the uncertainty of occurrence and damage of *S. frugiperda* populations and provide a basis for monitoring the migratory status and green control of *S. frugiperda* in the field.

**Key words**: *Spodoptera frugiperda*; natural population; ovary; morphology; development; migration

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 具有很强的迁飞能力,在几百米的高空借助风力进行远距离定向迁飞时,每晚可飞行 100 km,如果风向风速适宜,迁飞距离会更长(Goergen *et al*., 2016)。草地贪夜蛾成虫在 30 h 内可以从美国的密西西比州迁飞到加拿大南部,长达 1 600 km(江幸福等, 2019)。2019 年 1 月在我国云南普洱市江城县首次发现该虫危害,截至 2019 年 5 月,该虫已蔓延至我国 14 个省、市(区)(秦誉嘉等, 2019)。高效实用的监测技术与早期预警是实现迁飞害虫有效防控的重要手段。草地贪夜蛾监测预警技术虽然包括雷达监测、性诱监测、高空灯监测以及分子标记等(Meagher *et al*., 2008; van der Straten *et al*., 2015),但是目前我国仍然以较为完善的农作物病虫害监测预警区域站为主体,以高空探照灯、性诱以及田间普查等技术手段进行监测(江幸福等, 2019)。

迁飞性害虫的发生比较复杂,根据迁飞状态可以分为本地繁殖型、迁出型和迁入型等。不同迁飞状态害虫的防治策略可能存在差异,本地繁殖型和迁入型雌蛾卵巢已经发育成熟,将会在本地交配产卵,需要根据成虫的发生动态和数量预测产卵盛期和幼虫孵化盛期,确定最佳防治时期。迁出型雌蛾卵巢未发育成熟,不会在当地大面积产卵繁殖,可以不用大规模防治。卵巢解剖法已经被广泛用于确定稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 等迁飞性害虫的迁飞状态(张孝羲等, 1979; 齐国君等, 2011)。赵胜园等(2019)详细研究了人工饲养 6 代草地贪夜蛾卵巢的发育状况,提出了利用卵巢发育等级预测繁殖潜力的预测方法。也有学者研究了草地贪夜蛾室内饲养种群卵巢发育的蛋白调控机制(Sorge *et al*., 2000)。长期的室内饲养可能对害虫的卵巢发育产生影响,室内饲养种群可能和田间草地贪夜蛾卵巢的发育情况存在差异。到目前为止,还没有学者研究田间草地贪夜蛾卵巢的发育状况。本研究详细观察了草地贪夜蛾的生殖系统结构,比较了不同日龄和地域田间草地贪夜蛾雌蛾的卵巢差异,分析了卵巢成熟状态与雌蛾交配的关系,为草地贪夜蛾的精准监测和有效防控提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 田间试虫

草地贪夜蛾 3 - 5 龄幼虫采自云南省普洱市江城县勐烈镇、云南省红河哈尼族彝族自治州弥勒市朋普镇、广西壮族自治区百色市田阳县坡洪镇、浙江省温州市瑞安市陶山镇、浙江省宁波市镇海区骆驼街道等,各点采集 150 ~ 500 头幼虫。幼虫采集后带回室内,在室温(25 ± 2℃, 75% ± 10% RH)和自然光照(光周期 15L∶9D)条件下,用新鲜玉米植株进行饲养。当幼虫生长到 3 龄后,将单头幼虫放入 50 mL 离心管中,每天检查更换幼虫食料,直至化蛹。将蛹移入新的 50 mL 离心管中,加入湿棉花保持湿度。每天检查成虫羽化情况。成虫羽化后进行实验。利用前翅特征区分雌雄,雌雄蛾分开饲养,分别

喂以 8% 蜂蜜水。

### 1.2　室内饲养的第 1 代试虫

将饲养的广西壮族自治区百色市田阳县坡洪镇雌雄蛾按照 5♀ ×5♂配对于长×宽×高 =60 cm×60 cm×60 cm 产卵笼中，同时放入 8% 蜂蜜水供雌雄蛾取食，并移入一株 30～50 cm 的新鲜玉米供交配雌蛾产卵和初孵幼虫取食。每天 18∶00 时更换新鲜蜂蜜水。当玉米被大量取食后，新移入一株新鲜玉米，以此重复直至幼虫生长到 3 龄。当幼虫生长到 3 龄后，将单头幼虫放入 50 mL 离心管中，饲养条件和方法同上，最终得到室内饲养的第 1 代雌雄蛾。

### 1.3　雌蛾生殖系统解剖

将雌蛾体背面向上，从基部取下腹部，放入 75% 酒精中，利用镊子将腹部各节的背板和腹板去掉，找到雌蛾的卵巢。以卵巢为参照，找到侧输卵管、中输卵管、交配囊、导精管、受精囊和附腺，去掉雌蛾的消化系统，剔除组织表面的脂肪体得到完好的雌蛾生殖系统。

### 1.4　不同日龄未交配雌蛾卵巢解剖观察

由于 9∶00 时收集的草地贪夜蛾雌蛾均为前一晚羽化，因此标记为羽化后 1 d，其余羽化日龄以此类推。选择羽化后 1, 3, 6 和 11 d 的未交配雌蛾，在 9∶00 – 10∶00 时按照 1.3 节方法解剖卵巢，每日龄各解剖 10 头，进行拍照比较。

### 1.5　不同地域未交配雌蛾卵巢解剖观察

根据前翅特征筛选出新羽化的草地贪夜蛾雌蛾，不同地域雌蛾分开，利用 8% 蜂蜜水持续饲养，每日 18∶00 时更换一次食料，每日 8∶00 和 18∶00 时检查一次雌蛾死亡情况，按照 1.3 节方法解剖死亡雌蛾的生殖系统并记录成熟状态，直至雌蛾全部死亡。

### 1.6　交配实验及雌蛾卵巢成熟情况和交配状态解剖观察

将室内饲养的第 1 代雌雄蛾按照 10♀ ×10♂配对于长×宽×高 =30 cm×30 cm×30 cm 的交配笼中，同时放入 8% 蜂蜜水供雌雄蛾取食，每日 18∶00 时更换一次食料，雌蛾死亡后解剖生殖系统，确定卵巢成熟情况和雌蛾交配状态。

### 1.7　拍照及描述

利用 Motic 显微镜 SMZ-168 和照相系统 Moticam2506(麦克奥迪，厦门)拍摄雌蛾生殖系统。雌蛾生殖系统描述参考卢筝(1982)和廖顺源(1988)，卵发育等级描述参考刘宁等(2018)。

### 1.8　数据分析

数据分析采用软件 SPSS 17.0。两组平均数间的差异显著性分析采用 Student 氏 *t* 检验法；多组数据间差异显著性分析采用卡方检测通过 crosstab 进行，以 Pearson *Chi*-square 值确定显著性差异。

## 2　结果

### 2.1　草地贪夜蛾雌蛾生殖系统组成

草地贪夜蛾雌蛾生殖系统包含卵巢、侧输卵管、中输卵管、交配囊、受精囊、导精管、附腺和产卵器(图 1：A, B)。卵巢一对，每个卵巢包含 4 根卵小管，每根卵小管内从端部到基部排列着不同发育状态的卵细胞。卵巢基部各连接一条侧输卵管，两条侧输卵管的基部同时连接到中输卵管的端部。交配囊基部连接交配囊管和附囊，交配囊管基部连接骨化的交配囊孔，附囊基部连着导精管，导精管另一端和中输卵管基部相连(图 1：C)。受精囊包括主囊和附囊两个球状囊体，附囊顶端着生受精囊腺，主囊基部连接受精囊管，受精囊管基部连接中输卵管基部(图 1：B)。中输卵管基部和产卵器端部相连，产卵器端部还连接附腺，附腺基部膨大成为附腺囊(图 1：B)。雌雄蛾交配时，雄蛾的交配器通过交配囊孔进入，交配过程中在交配囊中形成包含精子的精包。交配结束后，精包破裂，内含的精子通过导精管进入受精囊。发育成熟的卵从卵巢基部进入侧输卵管，再进入中输卵管，在中输卵管基部受精之后，进入产卵器进行产卵。

### 2.2　田间草地贪夜蛾卵的形态发育

草地贪夜蛾雌蛾卵巢小管内从端部到基部排列着不同发育状态的卵细胞，根据卵黄沉积情况可以将卵细胞分为 3 个时期：卵黄发生前期、卵黄期和成熟期(图 2)。卵黄发生前期卵细胞几乎为无色透明。卵黄期卵细胞的卵黄开始沉积，草地贪夜蛾沉积中的卵黄表现出两种颜色(图 2：A, B)：红紫色或者淡黄色，与透明滋养细胞和滤泡上皮细胞明显不同(图 2：D, E)。卵黄期早期由于沉积的卵黄量较少，仅卵细胞中下部呈现颜色(图 2：C)；随着卵黄沉积量的增加，卵细胞的颜色逐渐加深，透明区域逐渐减少。成熟期卵细胞已经形成卵壳，无滤泡细胞和滋养细胞，扁圆球形，颜色均一，为淡绿色或者淡黄色(图 2：F)。成熟卵可以随时被产出体外。根据内部卵细胞的发育状态，卵巢可以分为卵生殖区、卵黄发育区和卵成熟区(图 2：A, B)。卵生殖区内卵细胞处于卵黄发生前期，卵黄发育区内卵细胞处于卵黄期，卵成熟区卵细胞处于成熟期。根据

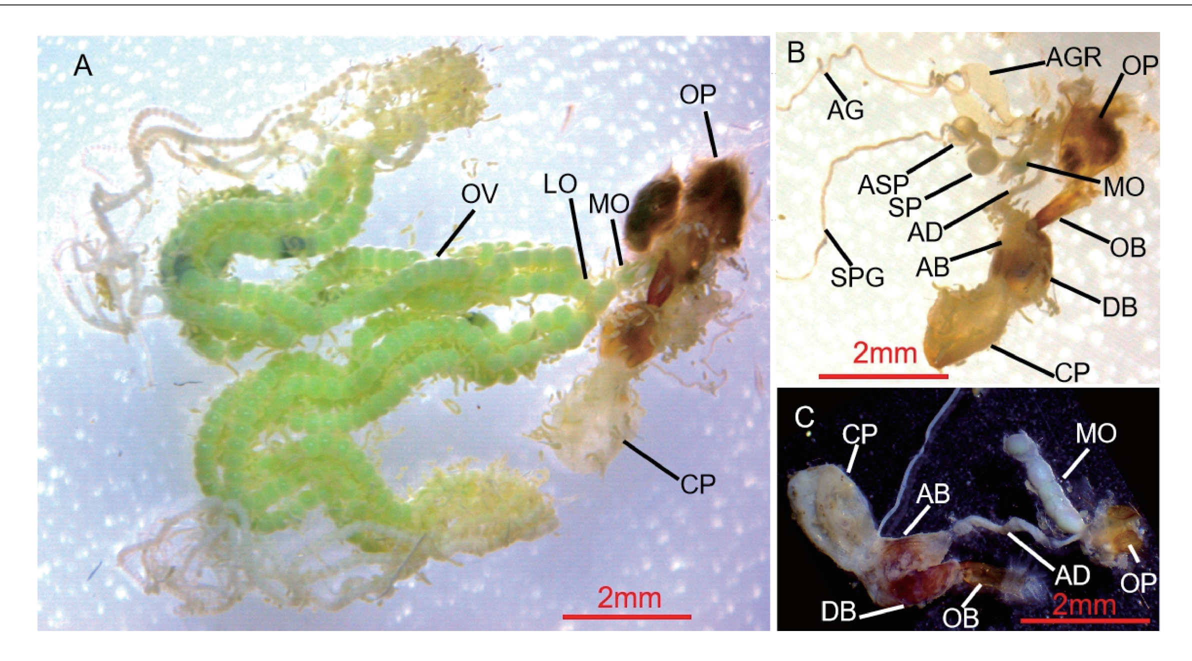



图 1　草地贪夜蛾雌蛾生殖系统

Fig. 1　Reproductive system of female moths of *Spodoptera frugiperda*

A：完整生殖系统 Entire reproductive system；B：去除卵巢的生殖系统 Reproductive system without ovary；C：交配囊 Copulatory pouch. AB：附囊 Appendix bursae；AD：导精管 Afferent duct；AG：附腺 Accessory gland；AGR：附腺囊 Accessory gland reservoir；ASP：受精囊附囊 Accessory spermatheca；CP：交配囊 Copulatory pouch；DB：交配囊管 Ductus bursae；LO：侧输卵管 Lateral oviduct；MO：中输卵管 Median oviduct；OB：交配囊孔 Ostium bursa；OP：产卵器 Ovipositor；OV：卵巢管 Ovariole；SP：受精囊主囊 Spermatheca；SPG：受精囊腺 Spermathecal gland.

卵巢中是否含有成熟期卵细胞，我们将田间草地贪夜蛾雌蛾分为卵巢成熟和卵巢不成熟两种。

## 2.3　田间草地贪夜蛾雌蛾不同日龄卵巢比较

1 日龄卵巢中发育最快的卵仅处于卵黄期中期，卵巢管柄为空（图 3：A；图 4：A）。3 日龄卵巢出现分化，一部分卵巢中发育最快的卵仍然仅处于卵黄期中期，卵巢管柄为空（图 3：B）；另一部分雌蛾卵巢中发育最快的卵处于成熟期，同时部分卵巢侧输卵管和中输卵管中均已充满成熟卵，但是成熟卵的数量较少，卵成熟区最多占卵巢长度的 1/6（图 4：B）。6 日龄卵巢仍然表现出分化，一部分卵巢中发育最快的卵仍然处于卵黄期中期，卵巢管柄为空（图 3：C）；一部分卵巢中包含很多成熟卵，卵成熟区可以占整个卵巢长度的 1/3（图 4：C）。11 日龄卵巢还是表现出分化，一部分卵巢中发育最快的卵仅处于卵黄期中后期，卵巢管柄为空（图 3：D）；另一部分卵巢中包含大量成熟卵，卵成熟区可以占整个卵巢长度的 2/3（图 4：D）。根据不同日龄卵巢的形态，可以将野外草地贪夜蛾卵巢发育分为两类，一类卵巢在室内条件下不发育成熟，即使羽化后 11 d，卵巢仍然和羽化 1 d 相似，其内的卵均为不成熟卵（图 3）；另一类卵巢在室内条件下迅速发育成熟，在羽化 3 d 时卵成熟区比例就可以达到卵巢长度的 1/6，同时侧输卵管和中输卵管中已经充满成熟卵（图 4），表明这些雌蛾在羽化 3 d 时就可以交配产卵。

## 2.4　不同地区田间草地贪夜蛾卵巢的发育状态

我们将野外不同地区采集的草地贪夜蛾幼虫带回实验室饲养，成虫羽化后喂以 8% 蜂蜜水，雌蛾死亡之后立即解剖，观察卵巢等级。云南江城、云南弥勒、广西田阳、浙江瑞安和浙江镇海等地野外采集幼虫饲养得到的雌蛾中，均有卵巢发育成熟和不成熟个体（表 1），到死亡时卵巢未发育成熟的比例分别为 61.5%，51.7%，41.7%，42.1% 和 35.5%。广西田阳室内繁殖的 1 代成虫中，仍然有卵巢发育成熟和不成熟两种状态，其中 39.6% 的雌蛾到死亡时体内卵巢未发育成熟，并且该比例和其母代雌蛾相似。卡方检测表明，浙江镇海野外采集草地贪夜蛾的卵巢成熟比例显著大于云南江城野外采集（$P=0.049$），其余虫源对雌蛾卵巢成熟比例无显著影响（$P\geq 0.067$）。

## 2.5　卵巢成熟与雌蛾交配的关系

雌雄蛾交配后，雄蛾会在雌蛾交配囊中留下精包（图 5：A－C）。因此可以根据交配囊中精包的有无确定雌蛾的交配状态。对配对雌蛾进行解剖时，发现卵巢成熟和未成熟雌蛾的交配囊中均可能存在

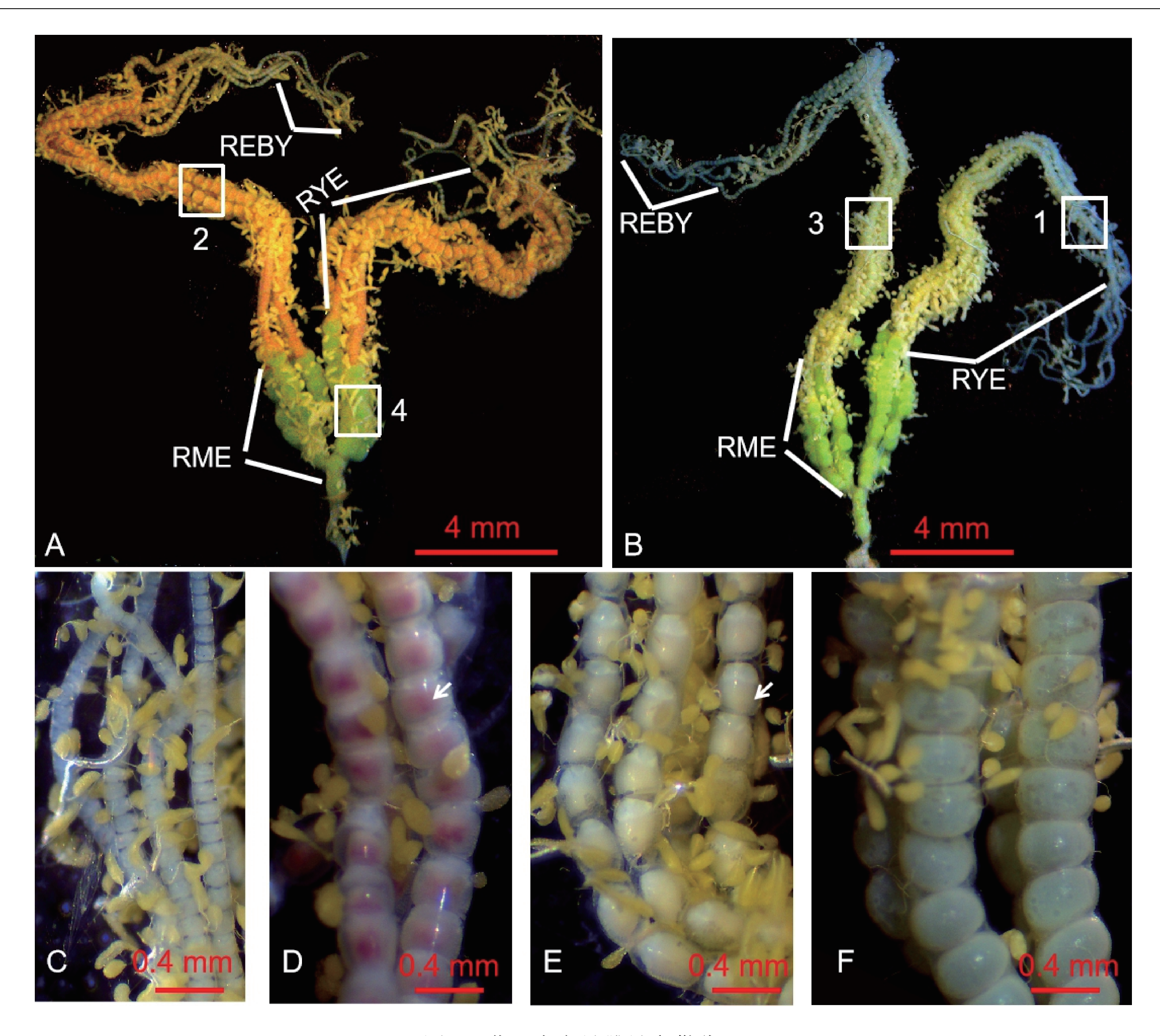



图 2 草地贪夜蛾雌蛾卵巢分区

Fig. 2 Division of ovary of female moths of *Spodoptera frugiperda*

A：成熟卵巢，发育中的卵黄为红紫色 Mature ovary with the developing yolk red purple，B：成熟卵巢，发育中的卵黄为淡黄色 Mature ovary with the developing yolk light yellow；C－F：放大的卵巢各区 Enlarged ovarian regions；C：图 B 中框 1 的放大，卵处于卵黄期早期 Magnification of frame 1 in Fig. B，eggs at the early stage of vitellogenesis；D：图 A 中框 2 的放大，卵处于卵黄期中后期 Magnification of frame 2 in Fig. A，eggs at the middle and late stages of vitellogenesis；E：图 B 中框 3 的放大，卵处于卵黄期中后期 Magnification of frame 3 in Fig. B，eggs at the middle and late stages of vitellogenesis；F：图 A 中框 4 的放大，卵处于成熟期 Magnification of frame 4 in Fig. A，eggs at the mature stage. 白色箭头示卵黄；C－E 中卵巢表面的黄色颗粒为脂肪体。The egg yolk is indicated by white arrows，and the yellow granules on the surface of ovary in Figs. C－E are fat body. REBY：卵生殖区 Region with eggs before yolk occurrence；RME：卵成熟区 Region with mature eggs；RYE：卵黄发育区 Region with eggs in yolk occurrence.

精包。卵巢成熟雌蛾中有 85.5% ±6.7% 交配囊中存在精包，卵巢未成熟雌蛾中有 21.4% ±5.10% 交配囊中存在精包（图 5：D）。在交配雌蛾中，卵巢未成熟的比例为 18.0% ±5.0%。

## 3 讨论

迁飞和繁殖行为均需要耗费大量能量，但害虫体内的能量物质有限，长距离迁飞会降低非洲粘虫 *Spodoptera exempta*（Gunn *et al*., 1989），烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*（Willers *et al*., 1987）等夜行性雌蛾的繁殖能力，导致卵子发生-迁飞共轭现象（oogenesis-flight syndrome）。但是迁飞也可能促进大豆尺夜蛾 *Pseudoplusia includens*（Mason *et al*., 1989）、东方黏虫 *Mythimna separata*（罗礼智等，1999）等害虫的卵巢发育，缩短产卵前期，利于害虫的繁殖。还有部分害虫，迁飞对繁殖的影响与迁飞时的状态相关，例如甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*（Jiang *et al*., 2010）、草地螟 *Loxostege sticticalis*（Cheng *et al*., 2012）和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis*

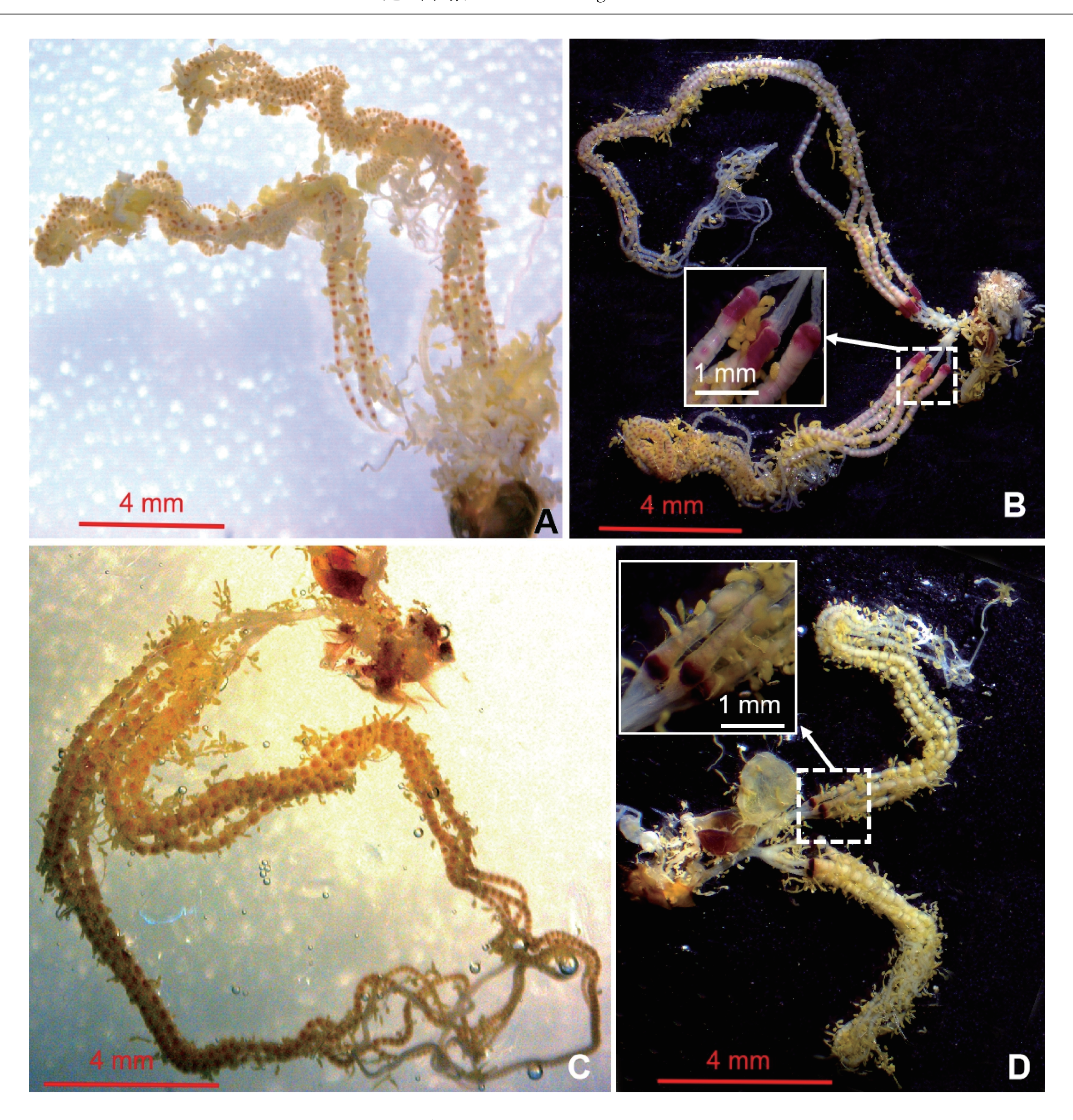



图 3　日龄对室内条件下草地贪夜蛾雌蛾不成熟卵巢的影响

Fig. 3　Effects of age (day-old) on the immature ovary of female moths of *Spodoptera frugiperda* indoors

A: 1 日龄 1-day old; B: 3 日龄 3-day old; C: 6 日龄 6-day old; D: 11 日龄 11-day old. 图中白框图为虚线框区的放大。The white block picture in is the magnification of dotted region in the figure.

*medinalis*(Zhang *et al*., 2015)。也有研究指出稻纵卷叶螟的迁飞和卵巢发育是同步进行的(Wang *et al*., 2017)。迁出期稻纵卷叶螟,卵巢处于未成熟状态,无法被性诱剂引诱,几乎全为处女蛾(张孝羲等, 1979; 冯波等, 2017)。在迁飞过程中稻纵卷叶螟卵巢会逐渐成熟,性成熟的稻纵卷叶螟会在迁飞过程中完成交配(王凤英等, 2009)。当稻纵卷叶螟到达迁入地区时,绝大部分雌蛾卵巢已经发育成熟,雌蛾的交配率也很高(张孝羲等, 1979; 冯波等, 2017)。

草地贪夜蛾也是一种典型的迁飞性害虫。赵胜园等(2019)详细研究了人工饲养 6 代草地贪夜蛾卵巢的发育状况,将卵巢发育分成 5 个级别:乳白透明期(Ⅰ级)、卵黄沉积期(Ⅱ级)、成熟待产期(Ⅲ级)、产卵盛期(Ⅳ级)及产卵末期(Ⅴ级)。乳白透明期(Ⅰ级)卵巢中卵粒肉眼不可辨别,从卵黄沉积期(Ⅱ级)开始,卵巢中卵粒清晰可辨,并且有部分成熟卵粒。我们根据卵黄的发生状态将田间草地贪夜蛾卵细胞发育分为卵黄发生前期、卵黄期和成熟期 3 个时期。和室内饲养的第 6 代草地贪夜蛾不同,田间草地贪夜蛾沉积中的卵黄表现出两种颜色:红紫色或者淡黄色,成熟卵也表现出两种颜色:淡绿

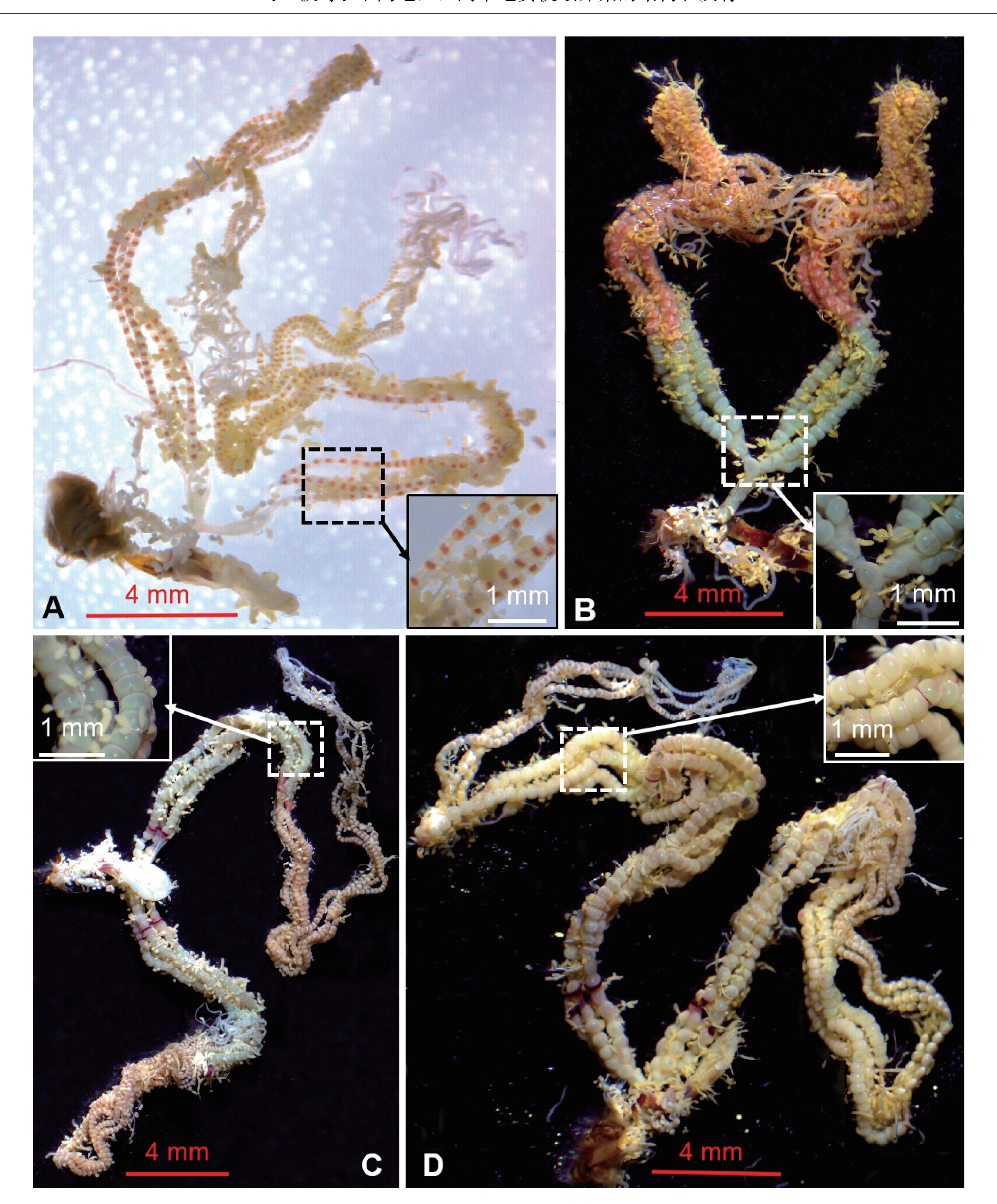



图 4　日龄对室内条件下草地贪夜蛾雌蛾成熟卵巢的影响

Fig. 4　Effects of age (day-old) on the mature ovary of female moths of *Spodoptera frugiperda* indoors

A：1 日龄 1-day old；B：3 日龄 3-day old；C：6 日龄 6-day old；D：11 日龄 11-day old. 图中角落小图为虚线框区的放大。The small picture in the corner is the magnification of dotted region in the figure.

色或者淡黄色。

人工饲养 6 代草地贪夜蛾乳白透明期卵巢(Ⅰ级)均未交配，卵黄沉积期(Ⅱ级)卵巢大部分未交配，成熟待产期(Ⅲ级)卵巢已交配 1 ~ 2 次，产卵盛期(Ⅳ级)卵巢多交配 2 ~ 3 次，产卵末期(Ⅴ级)卵巢多交配 2 ~ 4 次(赵胜园等，2019)，表明人工饲养 6 代草地贪夜蛾只有在卵巢中有成熟卵时才会交配，并且当成熟卵的数量较少时，雌蛾交配率很低，卵巢未发育成熟雌蛾不会进行交配。本研究的交配实验发现，卵巢成熟和未成熟的田间草地贪夜蛾雌蛾均可以交配，只是卵巢成熟雌蛾的交配率高(85.5% ±6.7%)，卵巢未成熟雌蛾的交配率低(21.4% ±

**表 1 不同虫源草地贪夜蛾卵巢的成熟状态**

**Table 1 Maturity status of ovaries of *Spodoptera frugiperda* of different sources**

| 虫源 Sources | 雌蛾数量 Number of female moths | 卵巢成熟数 Number of mature ovaries | 卵巢未成熟数 Number of immature ovaries | 卵巢成熟比例 Proportion of mature ovaries (%) | 卵巢未成熟比例 Proportion of immature ovaries (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| 云南江城野外采集 Collected from the field of Jiangcheng, Yunnan | 26 | 10 | 16 | 38.5 b | 61.5 a |
| 云南弥勒野外采集 Collected from the field of Mile, Yunnan | 60 | 29 | 31 | 48.3 ab | 51.7 ab |
| 广西田阳野外采集 Collected from the field of Tianyang, Guangxi | 24 | 14 | 10 | 58.3 ab | 41.7 ab |
| 浙江瑞安野外采集 Collected from the field of Rui'an, Zhejiang | 19 | 11 | 8 | 57.9 ab | 42.1 ab |
| 浙江镇海野外采集 Collected from the field of Zhenhai, Zhejiang | 31 | 20 | 11 | 64.5 a | 35.5 b |
| 室内饲养 1 代 First generation reared in the laboratory | 53 | 32 | 21 | 60.4 ab | 39.6 ab |

表中比例值后面的不同字母表示不同来源草地贪夜蛾卵巢成熟和未成熟比例差异显著(卡方检验, $P<0.05$)。Different letters after the proportion value in the table indicate significant difference between the proportions of mature and immature ovaries of *S. frugiperda* from different sources by *Chi*-square test ($P<0.05$).

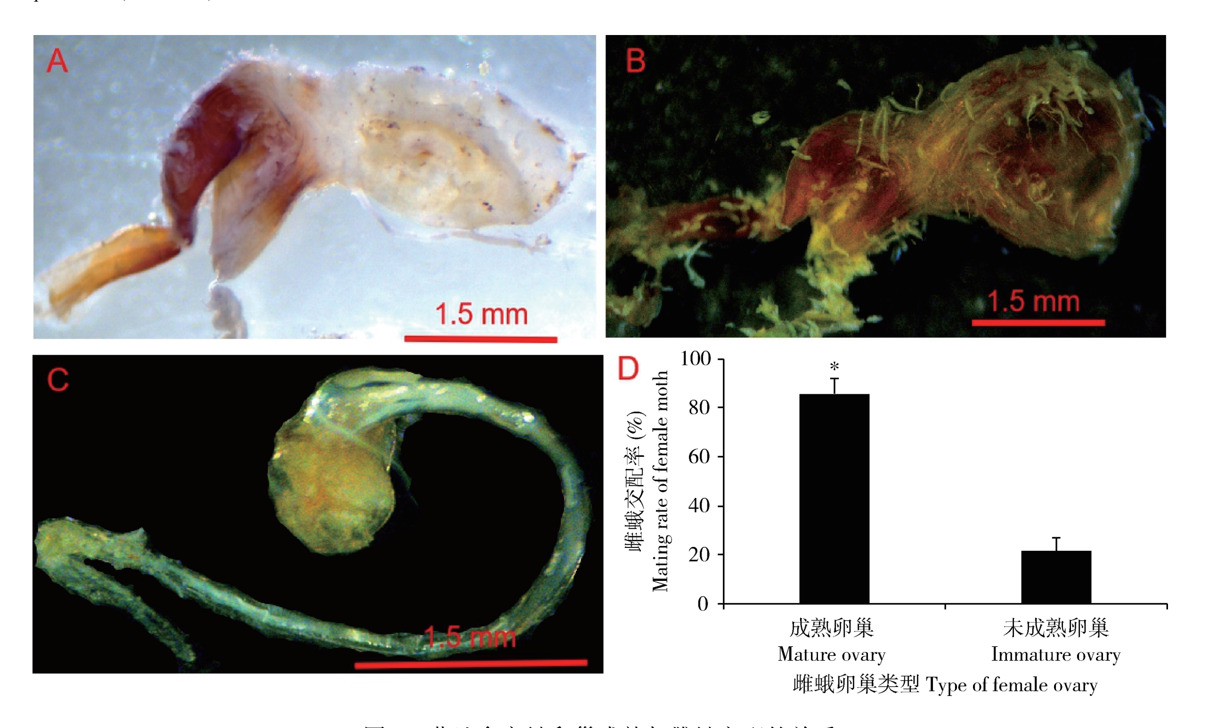



图 5 草地贪夜蛾卵巢成熟与雌蛾交配的关系

Fig. 5 The relationship between ovarian maturation and female moth mating of *Spodoptera frugiperda*

A: 未交配交配囊 Unmated bursa copulatrix; B: 已交配交配囊 Mated bursa copulatrix; C: 精包 Spermatophore; D: 卵巢成熟或未成熟雌蛾的交配率 Mating rates of female moths with mature or immature ovaries. 柱上星号示两组间差异显著($P<0.05$, Student 氏 $t$ 检验)。The asterisk above bars indicates significant difference between groups ($P<0.05$, Student's $t$-test).

5.8%)。卵巢未发育成熟雌蛾进行交配的现象在迁飞性害虫稻纵卷叶螟中也有报道,但是交配比例仍然很低(张孝羲等, 1979; 冯波等, 2017)。

人工饲养 6 代草地贪夜蛾雌蛾卵巢均可以发育成熟,乳白透明期(Ⅰ级)、卵黄沉积期(Ⅱ级)、成熟待产期(Ⅲ级)、产卵盛期(Ⅳ级)及产卵末期(Ⅴ

级）卵巢对应的平均日龄分别为 1.22，2.24，4.26，6.68 和 9.08 d（赵胜园等，2019）。我们研究发现 1 日龄田间雌蛾卵巢中发育最快的卵仅处于卵黄期，卵巢管柄为空；3 日龄田间雌蛾的卵巢出现分化，一部分卵巢仍然和 1 日龄卵巢相似，未成熟，另一部分卵巢中存在成熟卵，已成熟。这种卵巢发育分化到羽化后 11 d 时仍然存在。上述研究结果表明，田间草地贪夜蛾的卵巢发育分为两种类型，一种是羽化后，在室内饲养条件下，卵巢几乎不发育，到 11 d 时卵巢仍然未成熟；另一种是羽化后，在室内饲养条件下，卵巢迅速发育，在羽化 3 d 时卵巢已经发育成熟并可以产卵，随着日龄增加，体内的卵会继续成熟并待产。成熟卵的产生可能和体内卵黄原蛋白的表达有关。草地贪夜蛾室内饲养雌蛾体内的卵黄原蛋白在羽化后 5 h 开始表达，5－48 h 表达量显著增加，之后保持稳定（Sorge *et al*.，2000）。据此我们推测，室内饲养条件下卵巢不发育的雌蛾可能要迁出，通过远距离迁飞促使卵巢发育，并且卵巢未成熟雌蛾的交配率低；室内饲养条件下卵巢迅速成熟雌蛾可能是本地繁殖个体，它们将在当地交配产卵，并且交配率高。

我们解剖云南江城、云南弥勒、广西田阳、浙江瑞安和浙江镇海等地的田间草地贪夜蛾时发现，到死亡时卵巢未成熟的比例分别为 61.5%，51.7%，41.7%，42.1% 和 35.5%，表明上述地区的草地贪夜蛾可能均存在迁飞和非迁飞两种状态，即一部分成虫可能会在本地继续繁殖，另一部分成虫可能会迁飞进入另一地区。这就说明一旦草地贪夜蛾迁入某地，则可能会在当地持续危害，并且可能会以当地为虫源地继续迁飞。上述研究结果还表明每代次草地贪夜蛾可能均存在迁飞和非迁飞个体，即每代次草地贪夜蛾可能会有一部分在本地繁殖，另一部分进行迁飞。这种每代次的持续迁飞可能导致迁入地持续有成虫迁入，从而引起迁入地幼虫的持续危害，并且幼虫存在多种发育状态，为迁入地草地贪夜蛾防治策略和化学防治时间的选择带来难度，使单纯利用化学农药防治草地贪夜蛾变得较为困难。

室内饲养的第 1 代雌蛾中，仍然有 39.6% 的个体到死亡时体内卵巢未成熟，和母代雌蛾比例相似，表明室内饲养 1 代并没有明显改变田间草地贪夜蛾雌蛾的卵巢发育方式。但是到室内饲养第 6 代时，雌蛾的卵巢发育却发生了明显改变，所有雌蛾卵巢均能够发育成熟（赵胜园等，2019）。食料、饲养环境等确实会对草地贪夜蛾的生长发育产生明显影响（Barros *et al*.，2010；Alves *et al*.，2014），也从一个侧面反映出草地贪夜蛾具有很强的适应性，可能会通过快速调整自身的行为、习性和代谢等，适应新的生存环境，这就为草地贪夜蛾的防治提出了新的要求。我国幅员辽阔，气候小环境多种多样，如果草地贪夜蛾真的具有很强的适应性，则可能会根据环境的不同而发生分化，为我国草地贪夜蛾的防治带来困难。

## 参考文献（References）


Alves T, Cruz GS, Wanderley-Teixeira V, Teixeira AAC, Oliveira JV, Correia AA, Câmara CAG, Cunha FM, 2014. Effects of *Piper hispidinervum* on spermatogenesis and histochemistry of ovarioles of *Spodoptera frugiperda*. *Biotech. Histochem*., 89(4): 245－255.

Barros EM, Torres JB, Bueno AF, 2010. Oviposition, development, and reproduction of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) fed on different hosts of economic importance. *Neotrop. Entomol*., 39(6): 996－1001.

Cheng YX, Luo LZ, Jiang XF, Sappington TW, 2012. Synchronized oviposition triggered by migratory flight intensifies larval outbreaks of beet webworm. *PLoS ONE*, 7(2): e31562.

Feng B, Guo QS, Zhu F, Wang X, Liu WC, Jiang YY, Zhong L, Du YJ, 2017. Ovarian development and synthetic sex pheromone lure trapping of adults of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomol. Sin*., 60(2): 211－221. ［冯波，郭前爽，朱凤，王笑，刘万才，姜玉英，钟玲，杜永均，2017. 迁飞性害虫稻纵卷叶螟成虫的卵巢发育与性诱剂诱捕. 昆虫学报，60(2): 211－221］

Goergen G, Kumar PL, Sankung SB, Togola A, Tamò M, 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa. *PLoS ONE*, 11(10): e0165632.

Gunn A, Gatehouse AG, Woodrow KP, 1989. Trade-off between flight and reproduction in the African army worm moth, *Spodoptera exempta*. *Physiol. Entomol*., 14(4): 419－427.

Jiang XF, Luo LZ, Sappington TW, 2010. Relationship of flight and reproduction in beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome. *J. Insect Physiol*., 56(11): 1631－1637.

Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Song LL, 2019. Advances in migration and monitoring techniques of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith). *Plant Prot*., 45(1): 12－18. ［江幸福，张蕾，程云霞，宋琳琳，2019. 草地贪夜蛾迁飞行为与监测技术研究进展. 植物保护，45(1): 12－18］

Liao SY, 1988. Observation on reproductive system and ovarian development of female *Chilo suppressalis* moth. *Entomol. Knowl*., 25(6): 363－365. ［廖顺源，1988. 二化螟雌蛾生殖系统和卵巢发育观察. 昆虫知识，25(6): 363－365］

Liu N, Zhang CH, Zhang Y, Wu XB, Shang SQ, 2018. Study on the process of egg maturation and classification of ovary development in

codling moths (*Cydia pomonella* L.). *J. Fruit Sci.*, 35(9): 1098-1104. [刘宁, 张彩虹, 张艳, 吴兴波, 尚素琴, 2018. 苹果蠹蛾卵成熟过程及卵巢发育分级研究. 果树学报, 35(9): 1098-1104]

Lu T, 1982. A study on the reproductive system of *Agrotis ypsilon* Rott. *Acta Entomol. Sin.*, 25(3): 268-274. [卢筝, 1982. 小地老虎生殖系统的研究. 昆虫学报, 25(3): 268-274]

Luo LZ, Jiang XF, Li KB, Hu Y, 1999. Influences of flight on reproduction and longevity of the oriental army worm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomol. Sin.*, 42(2): 150-158. [罗礼智, 江幸福, 李克斌, 胡毅, 1999. 粘虫飞行对生殖及寿命的影响. 昆虫学报, 42(2): 150-158].

Mason LJ, Johnson SJ, Woodring JP, 1989. Seasonal and ontogenetic examination of the reproductive biology of *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 18(6): 980-985.

Meagher RL, Brambila J, Hung E, 2008. Monitoring for exotic *Spodoptera* species (Lepidoptera: Noctuidae) in Florida. *Fla. Entomol.*, 91(4): 517-522.

Qi GJ, Lu F, Gao Y, Liang JL, Lan RQ, Zhang XX, Zhai BP, Lü LH, 2011. Analysis of a migration process and the source population of *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae) in 2010. *Acta Entomol. Sin.*, 54(10): 1194-1203. [齐国君, 芦芳, 高燕, 梁居林, 蓝日青, 张孝羲, 翟保平, 吕利华, 2011. 稻纵卷叶螟2010年的一次迁飞过程及其虫源分析. 昆虫学报, 54(10): 1194-1203]

Qin YJ, Lan S, Zhao ZH, Sun HY, Zhu XM, Yang PY, Li ZH, 2019. Potential geographical distribution of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) in China. *Plant Prot.*, 45(4): 43-47. [秦誉嘉, 蓝帅, 赵紫华, 孙宏禹, 朱晓明, 杨普云, 李志红, 2019. 迁飞性害虫草地贪夜蛾在我国的潜在地理分布. 植物保护, 45(4): 43-47]

Sorge D, Nauen R, Range S, Hoffmann KH, 2000. Regulation of vitellogenesis in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 46(6): 969-976.

van der Straten MJ, Germain JF, van de Vossenberg BTLH, 2015. PM 7/124 (1) *Spodoptera littoralis*, *Spodoptera litura*, *Spodoptera frugiperda*, *Spodoptera eridania*. *EPPO Bull.*, 45(3): 410-444.

Wang FY, Hu G, Chen X, Shen HM, Luo SY, Xin DY, Xu SG, Zhang XX, Zhai BP, 2009. Analysis on the causes of recent outbreaks of *Cnaphalocrocis medinalis* in Nanning, China. *Chin. J. Rice Sci.*, 23(5): 537-545. [王凤英, 胡高, 陈晓, 沈慧梅, 罗善煜, 辛德育, 徐盛刚, 张孝羲, 翟保平, 2009. 近年来广西南宁稻纵卷叶螟大发生原因分析. 中国水稻科学, 23(5): 537-545]

Wang FY, Yang F, Lu MH, Luo SY, Zhai BP, Lim KS, McInerney CE, Hu G, 2017. Determining the migration duration of rice leaf folder (*Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée)) moths using a trajectory analytical approach. *Sci. Rep.*, 7: 39853.

Willers JL, Schneider JC, Ramaswamy SB, 1987. Fecundity, longevity and caloric patterns in female *Heliothis virescens*: changes with age due to flight and supplemental carbohydrate. *J. Insect Physiol.*, 33(11): 803-808.

Zhang L, Pan P, Sappington TW, Lu W, Luo L, Jiang X, 2015. Accelerated and synchronized oviposition induced by flight of young females may intensify larval outbreaks of the rice leaf roller. *PLoS ONE*, 10(3): e0121821.

Zhang XX, Lu ZQ, Geng JG, 1979. Application of female ovarian dissection of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée on its forecast. *Entomol. Knowl.*, 16(3): 97-99. [张孝羲, 陆自强, 耿济国, 1979. 稻纵卷叶螟雌蛾解剖在测报上的应用. 昆虫知识, 16(3): 97-99]

Zhao SY, Yang XM, He W, Zhang HW, Jiang YY, Wu KM, 2019. Ovarian development gradation and reproduction potential prediction in *Spodoptera frugiperda*. *Plant Prot.*, 45(6): 28-34. [赵胜园, 杨现明, 和伟, 张浩文, 姜玉英, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾卵巢发育分级与繁殖潜力预测方法. 植物保护, 45(6): 28-34]

(责任编辑: 赵利辉)